Opusc. Zool. Budapest, XXI, 1985

Quantitative Untersuchungen des Stoffumsatzes und chemische Analyse der Körperzusammensetzung von Blaberus craniifer Burm. (Blattidea)

Von

G. GERE*

Auf die Fragen des Metabolismus der epimorphen Insekten versucht ein Teil der Verfasser, so REICHLE (1968), EDWARDS und Mitarb. (1970), MYRCHA und STEJGWILLO–LAUDANSKA (1970) auf Grund des Sauerstoffverbrauches oder der Menge der CO_2-Produktion bzw. der RQ-Daten eine Antwort zu erhalten. Andere messen hingegen den in drei Richtungen (Produktion = P, Fäzes + + Urin = FU und Respiration = R) vor sich gehenden Umsatz der aufgenommenen Nahrung (Konsumption = C) in quantitativer Relation oder in energetischer Hinsicht.

Die Artenzahl der epimorphen Insekten ist groß, ihr Dominanzwert im allgemeinen hoch, es fällt ihnen in der Funktion der Mehrheit der Biozönosen notwendigerweise eine sehr wichtige Rolle zu. Die Kenntnis dieser Rolle in produktionsbiologischer Hinsicht ist unentbehrlich. Leider enthalten die Mitteilungen über dieses Thema ziemlich abweichende Ergebnisse. Die Einbauproportion der Nahrung bei den phytophagen Heuschrecken $\left(\text{der Wert } \frac{P \times 100}{C}\right)$ beträgt laut WIEGERT und EVANS (1967) 5–17%, laut VAN HOOK (1971) 3,5%. Die Einbauproportion der Nahrung bei *Schistocera gregaria* fanden im Verhältnis zur assimilierten Nahrung (also zur Gesamtmenge von P+R) in der adulten Wachstumsperiode NORRIS (1960) für 46%, WALKER und Mitarb. (1970) für 60%.

Diese Tatsachen haben begründet, um weitere Untersuchungen an einem solchen epimorphen Insekten durchzuführen, der unter Laborverhältnissen gut gehalten und gezüchtet werden kann; so gestaltet sich auch in diesem Milieu sein Stoffumsatz den natürlichen Zuständen entsprechend oder diesen nahestehend. Das untersuchte Tier war *Blaberus craniifer* BURM. (Blattidea). Die Art können wir als Modelltier ansehen und es ist im Sinne der produktionsbiologischen Typentheorie (GERE, 1979) anzunehmen, daß der Charakter des Stoffumsatzes, der

* *Dr. Géza Gere*, ELTE Állatrendszertani és Ökológiai Tanszék (Lehrstuhl für Tiersystematik und Ökologie der Eötvös-Loránd-Universität), 1088 Budapest, Puskin-u. 3.

Produktivität von mehreren, anderen epimorphen Insekten, die eine ähnliche Lebensführung aufweisen und ähnliche Nahrung konsumieren, ein annähernd gleiches Bild zeigt.

In den Versuchen haben wir die quantitativen Verhältnisse des Nahrungsverbrauches, des Wachstums und der Exkrementenproduktion der Tiere beobachtet sowie den Wasser-, Gesamtlipid- und Stickstoffgehalt ihres Körpers festgestellt.

Methode

Die Stammzucht der Schaben haben wir im Wesentlichen nach der Methode von WYNIGER (1974) gehalten. Zu den Stoffumsatzuntersuchungen haben wir sämtliche Tiere – damit sie in ihrer Entwicklung der mit diesen einhergehenden störenden Wirkung nicht ausgesetzt werden – nur während eines Larvenstadiums verwendet, vom Abschluß der einen Häutung bis zu dem Zustand nach der nächsten Häutung. Während des Versuches waren die Tiere – von ihrer Größe abhängend – in glasurlosen Tonschüsselchen von 8–14 cm Durchmesser untergebracht. Die Schüsselchen haben wir mit einer Glasplatte zugedeckt und sie in nassen Sand versenkt. So wurde auch die poröse Wand des Tongefäßes feucht, wodurch im Luftraum des Schüsselchens die entsprechende Luftfeuchtigkeit gesichert war. Die Tiere konnten aus dem Wassertröpfchen, das sich auf der in das Schüsselchen gelegte, 15×15 oder 20×20 mm große Glasplatte befand, Wasser zu sich nehmen.

Ihre Nahrung war das Hundefutter „Protecan", dessen lufttrockene Substanz annähernd 38% Protein enthält, von dem etwa die eine Hälfte tierischen, die andere pflanzlichen Ursprunges ist. Die Grundsubstanz ist Kleie. (Mündliche Information von dem Erzeugerbetrieb Phylaxia). So kann Protecan für eine gemischte Nahrung angesehen werden, was den Nahrungsansprüchen von *Blaberus* am besten nachkommt (LAFON, 1951; BEIER, 1961).

Die Nahrung haben wir in lufttrockenem Zustand eingewogen und an einem eigenen kleinen Muster – bei 104 °C, mittels Austrocknung bis zur Gewichtsständigkeit – den Wassergehalt der lufttrockenen Substanz festgestellt. Das Protecan wurde noch vor der Schimmelung ausgetauscht und der Rest in absolut trockenem Zustand zurückgewogen. Um die nachträgliche Zersetzung des produzierten Exkrementes zu verhindern, haben wir es täglich (eventuell zweitäglich) aus dem Schüsselchen entfernt und ebenfalls in absolut trockenem Zustand abgewogen. Es wurde die Körpermenge der Schaben sowohl zu Beginn als auch zum Ende der Untersuchung in lebendem, sodann bei der letzten Angelegenheit auch in absolut trockenem Zustand festgestellt.

Um die Zuverlässigkeit der Messungsergebnisse kontrollieren zu können, haben wir eine eigene Methode entwickelt. Die Methode gründet an der Kontrolle der Aschensubstanzen. Aus dem Bedenken ausgehend, daß die in der Nahrung aufgenommenen Aschensubstanzen nur in zwei Richtungen (P und FU) weitergelangen können, haben wir den Prozentsatz des Aschengehaltes der Nahrung, der entsprechend großen Kontrolltiere und des bei dem Versuch produzierten Exkrementes festgestellt, sodann in Kenntnis all dieser wurden auf Grund der gewogenen quantitativen Angaben des Stoffumsatzes die quantitativen Verhältnisse des Aschensubstanzumsatzes errechnet. Der Versuch hat sich dann bewährt, falls die Menge der durch die Nahrung aufgenommenen Aschensubstanz

mit der errechneten Menge der in den Körper und in das Exkrement des Tieres gelangten Asche gleich ist.

Etwa 80% der bei dem Versuch beobachteten Schaben haben sich neunmal gehäutet. Bei den übrigen haben wir 10 Häutungen festgestellt. Vorliegende Arbeit hat sich nur mit den sich neunmal häutenden Schaben befaßt und geht nicht in den Stoffumsatz der adulten Exemplare ein. Letztere werden bloß chemisch untersucht. Das Geschlecht der Tiere im 6. Larvenstadium kann man morphologisch schon erkennen. Von da an wurden die Männchen und die Weibchen abgesondert untersucht.

Die Versuchstemperatur war 20 – 23 °C und die Tiere wurden täglich 12 Stunden lang schwach beleuchtet.

Den Wassergehalt der Tiere haben wir durch die oben bereits erwähnten Trocknungsmethode bei 104 °C festgestellt. Zur quantitativen Bestimmung des Gesamtlipids diente der Extrahierungsapparat on Soxhlet. Die wasserhaltigen Substanzen haben wir vor Extrahierung mit wasserfreiem Na_2SO_4 verrieben. Das Extrahiermittel war Petroläther, die Zeitdauer der Extrahierung betrug – von der Menge der Substanz abhängend – 8 – 12 Stunden.

Den Gesamtstickstoffgehalt der Tiere haben wir mit der von SCHULEK modifizierten Halbmikromethode nach KJELDAHL bestimmt. Bei dem sauren Aufschluß haben wir einen Selenmischkatalisator angewendet. Zur Titrierung wurde methylroter Indikator benutzt.

Untersuchungsergebnisse und Auswertung

Die quantitativen Verhältnisse des Stoffumsatzes der untersuchten Tiere enthält Tab. 1. Die Daten der letzten vier Rubriken der Tabelle sind – der leichteren Auswertbarkeit halber – errechnete Werte. Die Errechnung wurde folgenderweise durchgeführt: Im Laufe der vorangehenden Untersuchungen (GERE, 1984) haben wir unter ähnlichen Versuchsumständen die Zeitdauer der Larvenstadien der Schaben und die Zunahme der während der einzelnen Stadien eintretenden lebenden Körpermenge in Durchschnittswert festgestellt. In der Tabelle kommen diese Daten vor. Die Menge der während den einzelnen Stadien konsumierten Nahrung haben wir zur Zunahme dieser mitgeteilten lebenden Körpermenge auf Grund jener Proportionen ins Verhältnis gestellt, die wir in Bezug der zweierlei Angaben bei dem jetzigen Versuch erhalten haben. (Wir haben die Streuung der Angaben, in Klammern auch die Extremwerte angeführt.) Die Menge der Produktion (also die Zunahme der trockenen Körpermenge), des Fäzes + Urin sowie der Respiration haben wir ebenfalls auf Grund der während des jetzigen Versuches erhaltenen Ergebnisse, ins Verhältnis zum durchschnittlichen Wert der Konsumption gestellt, angegeben.

Auf Grund der Tab. 1 können wir u. a. feststellen, daß die Männchen im ersten Larvenstadium 6,3%, die Weibchen 4,5% jener Nahrung konsumierten, die zu ihrer ganzen Larvenentwicklung nötig ist. Dies scheint gering zu sein, hingegen dennoch mehr, als was die holometamorphen Insekten im ähnlichen Lebensstadium konsumieren. Im Falle der sich nach dem 7. Larvenstadium verpuppenden Raupen von *Hyphantria cunea* war dieser Wert nur 1,1% (GERE, 1956a; 1957a). Der Unterschied ergibt sich zweifelsohne daraus, daß die *Blaberus*-Larven (und voraussetzlich die mit Epimorphose sich entwickelnden Insekten im allgemeinen) in der Funktion der Zeit von kubischem Charakter wachsen

Tabelle 1. Quantitative Daten des Stoffumsatzes von Blaberus craniifer (berechnet auf ein Exemplar)

Larvenstadium	Zeitdauer des Larvenstadiums	Zahl der untersuchten Tiere	Zunahme der lebenden Körpermenge während des Stadiums (mg)	Konsumption (in abs. Trockengew.) mg	Produktion mg	Fäzes + Urin mg	Respiration mg
I.	36	58	21,4	25,0 ± 1,5 22,7 – 26,3	7,9 ± 0,3 7,5 – 8,1	7,7 ± 0,4 7,5 – 8,4	9,4 9,1 – 9,8
II.	48	50	50,5	48,3 ± 1,6 46,6 – 50,1	15,1 ± 0,5 14,4 – 15,5	15,6 ± 0,3 15,3 – 16,1	17,6 17,2 – 18,0
III.	49	50	99,0	108,3 ± 5,4 101,9 – 115,2	34,4 ± 0,4 34,1 – 35,0	33,6 ± 0,5 33,1 – 34,5	40,3 39,7 – 41,2
IV.	49	38	165,0	174,8 ± 14,7 154,5 – 189,5	55,4 ± 1,2 53,4 – 56,5	53,6 ± 1,1 52,2 – 55,0	65,8 64,9 – 66,5
V.	43	40	283,0	305,6 ± 16,9 278,3 – 318,4	95,3 ± 2,6 90,8 – 97,3	94,3 ± 1,8 92,2 – 97,1	116,0 114,7 – 116,9
VI. ♂	46	50	407,0	501,9 ± 35,3 462,0 – 548,2	150,7 ± 2,7 148,3 – 155,2	148,9 ± 2,5 144,6 – 150,1	202,3 197,8 – 204,5
VII. ♂	63	50	550,0	639,1 ± 28,4 598,4 – 670,7	177,3 ± 3,7 171,7 – 181,2	188,9 ± 2,1 185,8 – 190,7	272,8 270,1 – 277,4
VIII. ♂	66	40	820,0	1062,7 ± 47,8 991,0 – 1119,7	299,7 ± 6,5 288,6 – 304,2	306,8 ± 4,1 300,8 – 311,1	456,2 450,9 – 463,6
IX. ♂	74	32	880,0	1128,1 ± 24,1 1102,9 – 1165,7	302,5 ± 3,0 300,2 – 307,6	328,0 ± 3,7 322,7 – 331,9	497,6 494,4 – 503,0
VI. ♀	48	40	467,0	567,7 ± 33,8 512,8 – 599,0	175,2 ± 2,7 170,7 – 177,4	167,1 ± 3,5 165,5 – 173,2	225,4 221,8 – 227,9
VII. ♀	62	42	970,0	1109,7 ± 26,0 1080,1 – 1138,1	337,1 ± 6,7 325,4 – 341,2	334,1 ± 4,5 328,0 – 331,7	438,5 431,4 – 445,6
VIII. ♀	70	40	1180,0	1448,5 ± 35,8 1386,6 – 1478,9	399,2 ± 7,0 387,8 – 405,7	433,0 ± 6,1 425,3 – 440,3	616,3 604,9 – 621,8
IX. ♀	76	36	1140,0	1712,4 ± 24,2 1685,8 – 1742,7	428,8 ± 7,2 416,5 – 435,1	502,2 ± 8,5 492,7 – 511,4	781,4 770,7 – 789,4
Insgesamt I – IX. ♂	474			3993,8	1138,3	1177,5	1678,0
Insgesamt I – IX. ♀	481			5500,3	1548,4	1641,2	2310,7

(Gere, 1984), das Wachstum der *Hyphantria*-Raupen ist hingegen annähernd exponentiell (Gere, 1956b). Dies führt auch dazu, daß die untersuchten Schaben im Larvenzustand die erste Hälfte der zur Aufnahme kommenden Gesamtnahrung schon im 7. Larvenstadium konsumieren, zur gleichen Zeit verzehren die erwähnten Raupen erst im letzten Larvenstadium 62% ihrer Gesamtnahrung. Der Großteil der stoffbewegenden Tätigkeit der holometamorphen Insektenlarven konzentriert sich also in der Biozönose auf die letzte Phase der Larvenzeit, bei den epimorphen Insekten realisiert sich diese Rolle schon früher. Beachtenswert ist auch, daß die Weibchen der Schaben – ihrer Größe entsprechend – etwa um 38% mehr Nährstoff zu sich nehmen, als die Männchen.

Ein Teil der Tab. 2 zeigt die Proportionen der in drei Richtungen erfolgten Bewegung der Nährstoffe im Prozentsatz der aufgenommenen Nahrungsmenge. Hier ist vor allem die hohe Proportion des Einbaues (Produktion) beachtenswert. In den Körper der Tiere wird mehr als 1/4 der Nahrung eingebaut, fast soviel, als was ausgeschieden wird. Letzteres – der Tabelle nach 29,5–29,9 – ergab sich auf Grund der Aschenkontrolle gerechnet als 28,3%. Die beiden Werte kongruieren also gut. (In den Versuchen war der Aschengehalt von Protecan 4,95, der durchschnittliche Aschengehalt der Schaben und des während der ganzen

Tab. 2. Proportion des Stoffumsatzes von Blaberus craniifer und seine Nahrungsverbrauchsintensität

Larvenstadium	$\frac{P\times100}{C}$	$\frac{FU\times100}{C}$	$\frac{R\times100}{C}$	$\frac{C\times100}{G}$	$\frac{C\times100}{G_d}$	$\frac{C}{G_d^2}$
I.	31,6	30,8	37,6	2,00	7,92	0,1446
II.	31,3	32,3	36,4	1,46	4,75	0,1144
III.	31,8	31,0	37,2	1,55	5,10	0,1572
IV.	31,7	30,7	37,6	1,30	4,00	0,1596
V.	31,2	30,9	37,9	1,42	4,31	0,2121
VI. ♂	30,0	29,7	40,3	1,29	3,86	0,2308
VII. ♂	27,7	29,6	42,7	0,77	2,20	0,1571
VIII. ♂	28,2	28,9	42,9	0,80	2,36	0,1929
IX. ♂	26,8	29,1	44,1	0,53	1,53	0,1440
VI. ♀	30,8	29,4	39,8	1,36	4,07	0,2434
VII. ♀	30,4	30,1	39,5	1,14	3,25	0,2375
VIII. ♀	27,5	29,9	42,6	0,78	2,98	0,2000
IX. ♀	25,0	29,3	45,7	0,59	1,71	0,1783
I–IX. ♂ im Durchschnitt*	28,5	29,5	42,0	–	–	–
I–IX. ♀ im Durchschnitt*	28,1	29,9	42,0	–	–	–

(* Die Durchschnittswerte geben die prozentuellen Verhältnisse der sich auf das ganze Larvenstadium beziehenden Stoffumsatzmengen an.)

Larvenentwicklung produzierten Exkrementes 6,89 bzw. 11,07%.) Als Vergleich ist erwähnenswert zu bemerken, daß die oben erwähnten Raupen, die die Blätter von Acer negundo konsumiert haben, bis zum Erreichen ihres maximalen Gewichtes 13,2% des Trockengehaltes ihrer Nahrung in ihren Körper eingebaut haben, jedoch wenn wir diese Produktionsproportion auf die Zeitdauer bis zum Erreichen des Puppenstadiums rechnen, so erhalten wir nur 10,2%. Der Unterschied zwischen der Produktivität der Schaben und der Raupen kann – dem Anschein nach – nicht nur mit der Unterschiedlichkeit ihrer postembryonalen Entwicklung in Zusammenhang gebracht werden, sondern auch mit der Qualität der Nahrung. Protecan ist im Gegensatz zu den Blättern ein Nährstoff von sehr guter Qualität. Der Versuch beweist zugleich auch, daß die Produktionsleistung der Insekten bei wertvoller Nahrung hervorragend gut sein kann, was von praktischem Gesichtspunkt aus eine sehr beachtenswerte Erscheinung ist.

Die Proportion des Einbaues nimmt im Laufe der postenbryonalen Entwicklung ab. Dies steht vielleicht damit in Zusammenhang, daß auch die relative Wachtumsgeschwindigkeit parallel in dieser Lebensphase abnimmt (GERE, 1984). Gleichzeitig nimmt auch die Proportion des Exkrementes (ausgeschiedene Stoffe) ab – in geringerem Maße als die vorhererwähnte – im Verhältnis zu der aufgenommenen Nahrung. Die Proportion der Respiration wächst hingegen allmählich zu. So entziehen die Tiere im Laufe ihrer Entwicklung durch das Verbrennen einen relative zunehmenden Stoffquotienten aus der organischen Stoffmenge der Biozönose und führen weniger der für die heterotrophen (transferenten; GERE, 1957b) Organismen unmittelbar verwertbaren 2 Stoffbahnen (P und FU) zu. Auch die gemeinsame Proportion des Exkrementes und der Respiration ist in der Funktion der zeit von abnehmender Tendenz, was auch dadurch bewiesen wird, daß der Aschenstoffgehalt des Exkrementes der älterwerdenden Larven allmählich zugenommen hat.) Im Exkrement der Larven im 3. Larvenstadium fanden wir nur noch einen 8,80%igen Aschenstoffgehalt.

Von der Tendenz der geschilderten Stoffumsatzverhältnisse scheint das 1. Larvenstadium und zum Teil auch das 2. Stadium eine Ausnahme zu bilden. Die Charakteristika der Produktivität sind zu dieser Zeit vielmehr die späteren Stadien, sie ähneln am besten den Eigenheiten des 4. Stadiums. Es ist anzunehmen, daß der Stoffumsatz der jungen Larven im Kreis der Insekten oft extrem ist, denn z. B. auch MYRCHA und STEJGWILLO – LAUDANSKA (1970) haben im 1. Larvenstadium von *Cicadella viridis* einen hervorragend lebhaften Metabolismus festgestellt.

Tab. 2 informiert uns auch über die im Prozentsatz der am selben Tag lebenden (G) und der trockenen (G_d) Körpermenge ausgedrückten Proportion der täglich aufgenommenen (in trockenem Stoff ausgedrückten) Nahrung (C) der Schaben. Diese sog. Verbrauchsintensität konnten wir unmittelbar nicht feststellen, da das tägliche Abwiegen der Körpermenge für die Tiere nachträglich gewesen wäre. Deshalb haben wir die zur Bestimmung nötigen Daten nach der folgenden Formel errechnet:

$$c_1 = \frac{c_s\left(1 - \sqrt[n]{\frac{G_2}{G_1}}\right)}{\left(1 - \sqrt[n]{\frac{G_2}{G_1}}\right)^{n+1}}, \; wo$$

G_1 = die lebende Körpermenge des Tieres zu Beginn des Larvenstadiums,
G_2 = die lebende Körpermenge des Tieres am Ende des Larvenstadiums,
C_s = die Menge der konsumierten Nahrung (in Trockenstoff) während des Larvenstadiums.
n = die Zeitdauer des Larvenstadiums in Tagen,
c_1 = die Trockenmenge der konsumierten Nahrung am ersten Tag des Stadiums bedeutet.

Die Errechnung gibt in approximativem Wert die Menge der Konsumption des ersten Tages an, unter Voraussetzung dessen, daß der Verbrauch während des ganzen Larvenstadiums kontinuierlich ist und mit der aktuellen Tierkörpermenge in Proportion gestanden hat. Es ist eine allgemein bekannte Tatsache, daß dies in der Wirklichkeit nicht so ist, da die Tiere während der Häutungsperiode nicht fressen und verhältnismäßig die meiste Nahrung zur Mitte des Larvenstadiums zu sich nehmen (GERE, 1956a). Von unserem Gesichtspunkt aus ist die Errechnung dennoch wertvoll, da sie es uns ermöglicht, die für das Larvenstadium charakteristische durchschnittliche Nahrungsverbrauchsintensität zu erkennen und in dieser Hinsicht die einzelnen Larvenstadien miteinander vergleichen zu können. Diese Durchschnittswerte der Intensität des Nahrungsverbrauches enthält die Tabelle.

Der Wert der Nahrungsverbrauchtsintensität ist zu jedem Lebensalter ziemlich gering, was die lang dahinziehende postembryonale Entwicklung der Tiere und ihre kleine Beweglichkeit in entsprechender Weise auch begründen.

In Tab. 2. haben wir auch die zur Körperfläche ins Verhältnis gestellte Proportion des Nahrungsverbrauches angeführt. Dies haben wir auf Grund der fallweise vorhandenen trockenen Körpermenge mit Hilfe der Formel $\frac{c}{\sqrt[3]{G_d^2}}$ errechnet. Es ist allgemein bewußt, daß die Gestaltung des Nahrungsverbrauches der wachsenden Tiere mehrere Typen aufweisen kann. Die bisher bekannten Typen lassen sich in drei Hauptgruppen reihen. Der Stoffumsatz und der Nahrungsverbrauch der in die erste Gruppe gehörenden, unterschiedlich großen Individuen ändert sich – übrigens unter ähnlichen Umständen – mit der Menge des Körpers proportionell, die der zweiten Gruppe sind mit der Körperfläche proportionell, in die dritte Gruppe gehören hingegen solche Tiere, die in dieser Hinsicht zwischen die Mitglieder der vorangehenden beiden Gruppen gesetzt werden können (BERTALANFFY, 1942; ZEUTHEN, 1947; VAN DER DRIFT, 1950; GERE, 1956c usw.). Die Intensität des Nahrungsverbrauches der untersuchten Schaben gehört über 6 Larvenstadien in den 3. Typ. Demnach verlangsamt sich ihr Metabolismus derart, daß sie nicht nur im Vergleich zu ihrer Körpermenge, sondern auch zum Wachstum ihrer Körperfläche immer weniger fressen. Dies ist eine sonderbare Erscheinung, denn auf diese Weise zeigt während ihrer postembryonalen Entwicklung die Gestaltung ihres Stoffumsatzes eine eigenartige Richtungsänderung.

Trotzdem können wir sagen, daß im Metabolismus der (epimorphen) Schaben während der Entwicklung sich keine solchen radikalen Änderungen zeigen, die auf die holometamorphen Insekten charakteristisch sind. Die langsame Allmählichkeit ist ansonsten ein Charakteristikum der Epimorphose. Es gibt kein wesentlicher Unterschied zwischen den Eigenartigkeiten der Männchen und der Weibchen.

Die an einigen Individuen durchgeführten – hier ausführlicher nicht erörterten – informativen Untersuchungen zeigen, daß nach dem Abschluß des

Wachstums im Imagostadium – als der Produktionswert durch die Produktion der Geschlechtszellen abnimmt – auf Kosten der Proportion des Einbaues nicht die Ausscheidungsproportion, sondern die Verbrennungsproportion angewachsen ist.

Über den Wasser-, Lipid- und Stickstoffgehalt des Körpers der Schaben informiert uns Tab. 3. Da wir aus der Untersuchung von HILL und GOLDSWORTHY (1968, 1970) sowie TOBE und LOUGHTON (1969) wissen, daß die Zusammensetzung des Körpers der Insekten, insbesondere sein Fettgehalt sich auch innerhalb des Larvenstadiums gewissen periodischen Regeln nach verändert, haben wir die Larven stets im ersten Drittel des entsprechenden Stadiums einer analytischen Untersuchung unterzogen.

Der Wassergehalt der Tiere hat allmählich während ihrer ganzen Entwicklung abgenommen. Der durchschnittliche Wassergehalt der männlichen Larven beträgt 67,91%, der der Weibchen 67,78%. WESTLAKE (1963) hat in den Larven von *Chortippus* durchschnittlich einen Wassergehalt von 69,6% gefunden. Der in der letzten adulten Lebensphase eintretende, gesteigerte Wasserverlust ergibt sich voraussetzlich nicht oder nicht nur aus der Änderung des Wassergehaltes

Tabelle 3. Chemische Untersuchung von Blaberus craniifer. (Auf Grund von je 3 parallelen Messungen und der Untersuchung von 5 – 10 Tieren je Messung)

Larvenstadium	Wassergehalt	Gesamtlipidgehalt	Stickstoffgehalt
	im % der lebenden Körpermenge		
I.	74,59 ± 1,05	–	–
II.	69,30 ± 0,41	3,23 ± 0,12	3,18 ± 0,20
III.	69,64 ± 0,50	3,27 ± 0,28	3,15 ± 0,12
IV.	67,40 ± 0,72	3,29 ± 0,21	3,02 ± 0,35
V.	66,98 ± 0,69	3,73 ± 0,30	2,66 ± 0,09
VI. ♂	66,69 ± 0,47	4,45 ± 0,39	1,97 ± 0,17
VII. ♂	65,25 ± 0,77	4,07 ± 0,42	2,15 ± 0,24
VIII. ♂	66,11 ± 0,19	5,25 ± 0,63	1,89 ± 0,19
IX. ♂	65,21 ± 0,37	5,17 ± 0,08	2,14 ± 0,15
adult ♂ (jung)	65,32 ± 0,52	4,46 ± 0,52	3,14 ± 0,30
adult ♂ (alt)	61,89 ± 0,68	1,86 ± 0,17	–
VI. ♀	66,69 ± 0,40	3,60 ± 0,60	2,35 ± 0,15
VII. ♀	64,92 ± 0,81	3,47 ± 0,29	1,95 ± 0,21
VIII. ♀	65,07 ± 0,33	4,57 ± 0,33	1,90 ± 0,18
IX. ♀	65,47 ± 0,12	6,08 ± 0,45	2,13 ± 0,05
adult ♀ (jung)	64,67 ± 0,41	5,86 ± 0,57	2,94 ± 0,34
adult ♀ (alt)	56,80 ± 0,78	1,35 ± 0,21	–

der Gewebe während des Alterns, sondern auch daraus, daß unserer Beobachtung nach die metabolische Aktivität und die Menge der Wasseraufahme gemeinsam abnehmen.

Der Gesamtlipidgehalt der Schabenlarven nimmt – im Gegensatz zu dem Wassergehalt – mit der Zeit allmählich zu. Es scheint, daß eine derartige Änderung des Fettgehaltes im Laufe des Lebens der epimorphen Insektenlarven, ferner die Änderung des Wasser- und Fettgehaltes von umgekehrter Proportion auch bei den sonstigen Insekten eine allgemeine Erscheinung ist. Dies unterstützen die Untersuchungen von Balogh und Gere (1953), Gere (1964), Gilby (1965), Janda jr. und Socha (1970), Lipsitz und Mitarb. (1970), Lipsitz und McFarlane (1970) und von anderen. Nur Gyllenberg (1969) berichtet darüber, daß in den Larven von *Chortippus* nicht nur die prozentmäßige Menge der Fettstoffe, sondern auch die des Wassers zunehmen.

Die Richtung der Änderung des Fettgehaltes bei den Imagines der Schaben verläuft im Vergleich zu den Larven in entgegengesetzter Richtung. In dieser Phase nehmen der Fett- und Wassergehalt parallel ab und hinsichtlich des Fettgehaltes bildet sich ein von dem früheren abweichender Geschlechtsdimorphismus aus. Während von den jüngeren Larven eher der Organismus der Männchen mehrere lipoide Stoffe enthält, gestaltet sich die Proportion bei den Imagines zu Gunsten der Weibchen, so daß die Änderung schon im letzten Larvenstadium eintritt. Wahrscheinlich ist dieser Charakter auch allgemein im Kreise der epimorphen Insekten. Unterstützt wird dies durch die obige Mitteilung von Gyllenberg, Lipsitz und McFarlane sowie auch durch die Beobachtung von Munson und Gottlieb (1953) an adulten Individuen von *Periplaneta americana*.

Die größere Fettreserve der Weibchen wird zur Eibildung benötigt, ihr größter Teil wird in die Eiern eingebaut. Dementsprechend ist der Fettgehalt der Eier sehr hoch, bei unseren Versuchstieren betrug er 14,8%. Die Männchen verwerten ihre Fettreserve wähend ihrer Lebensprozesse, jedoch verwenden sie daraus etwas weniger als die Weibchen.

Der im Fettgehalt bestehende Geschlechtsunterschied ist trotz des Gesagten nicht allzu groß und der Fettgehalt der Schaben zeigt – insbesondere im Verhältnis der einzelnen holometamorphen Insekten – in keinem einzelnen Stadium ihres Lebens auffallend hohe Werte. Der eine Grund hierfür liegt gewiß darin, daß es in ihrem Leben kein Entwicklungsstadium ohne Konsumption gibt, wofür sie einen Nährstoffvorrat in ihrem Organismus aus energiereichen (Fett-) Stoffen ausbilden müßten. Anderseits spielt darin auch eine Rolle, daß während bei einzelnen holometamorphen Insekten die Energie – zumindest in gewissen Phasen ihres Lebens – fast ausschließlich von Fettstoffen gedeckt wird (Gere, 1964), spielen im Stoffumsatz der epimorphen Insekten – dem Anschein nach – die Fette eine mit dem Glykogen gleichrangige oder im Vergleich dazu mehr untergeordnete Rolle (Weis–Fogh, 1952; Hill und Goldsworthy, 1970; Walker und Mitarb., 1970 usw.).

Der Stickstoffgehalt von *Blaberus* nimmt – wie es in Tab. 3 zu sehen ist – bis zum 8. Larvenstadium langsam ab, wächst dann von neuem an und erreicht bis zum Beginn des adulten Alters fast das dem 2. Larvenstadium entsprechende Niveau. Das geringere Anwachsen des Stickstoff- bzw. Proteingehaltes – das auch Gyllenberg (1969) wahrgenommen hat – steht mit der Entwicklung der Flugmuskeln in Zusammenhang (Wigglesworth, 1965). Da im 1–8. Larvenstadium von *Blaberus* außer dem Wassergehalt auch der Prozentsatz der Proteine

stets geringer wird, die geringe Fettgehaltzunahme hingegen die relative Abnahme der beiden nicht ausgleicht, müssen wir voraussetzen, daß in diesem Alter das Glykogen im Organismus der Tiere sich stets in größerem Maße anhäuft.

Wie wir sehen ist die chemische Zusammensetzung der Schaben als von epimorphen Insekten vielmehr durch die schwachen, allmählichen Modifikationen, als durch rasche Veränderungen charakterisiert. Auch in diesem weichen sie grundlegend von den holometamorphen Insekten ab.

SCHRIFTTUM

1. Balogh, J. & Gere, G. (1953): Über die Ernährungsbiologie und Luftstickstoffbindung der Hypantria-Raupen. – Acta Biol. Acad. Sci. Hung., 4: 431–452.

2. Beier, M. (1961): Blattopteroidea, Blattodea. In: Bronns, H. G.: Klassen und Ordnungen des Tierreichs. V. Band, III. Abt. – Akad. Verlagsges. Geest und Portig, Leipzig: 587–848.

3. Bertalanffy, L. (1942): Theoretische Biologie II. – Borntraeger Verl., Berlin, Zehlendorf: 1–362.

4. Drift. J. van der, (1950): Analysis of the animal community in a beech forest floor. – Ponsen and Looijen, Wageningen: 1–168.

5. Edwards, C. A., Reichle, D. E. & Crossley, D. A. jr. (1970): The role of soil invertebrates in turnover of organic matter and nutrients. – Springer Verl., Berlin: 1–172.

6. Gere, G. (1956a): A Hyphantria cunea Drury hernyók tápanyagfogyasztásának mennyisége a testnagyságukhoz viszonyítva. (Der mengenmässige Nährstoffverbrauch der Raupen von Hyphantria cunea Drury im Verhältnis zu ihrem Körpergewicht.) – Ann. Inst. Prot. Plant. Hung., 7: 103–112.

7. Gere, G. (1956b): Investigations into the laws governing the growth of Hyphantria cuneal Drury caterpillars. – Acta Biol. Acad. Sci. Hung., 7: 43–52.

8. Gere, G. (1956c): The examination of the feeding biology and the humificative function of Diplopoda and Isopoda. – Acta Biol. Acad. Sci. Hung., 6: 257–271.

9. Gere, G. (1957a): Untersuchung über den Energieumsatz der Raupen der Hyphantria cunea Drury. – Acta Zool. Acad. Sci. Hung., 3: 89–105.

10. Gere, G. (1957b): Productive biologic grouping of organisms and their role in ecological communites. – Ann. Univ. Sci. Budapest, Sect. Biol., 1: 61–69.

11. Gere, G. (1964): Change of weight, lipid and water content of Lymantria dispar L. with specia regard to the chemical and energetic changes during insect metamorphosis and imaginal life. – Acta Zool. Acad. Sci. Hung., 15: 139–170.

12. Gere, G. (1979): Ökologisch-produktionsbiologische Typen in der Tierwelt. – Opusc. Zool. Budapest, 16: 77–85.

13. Gere, G. (1980): Examination of the growth of Blaberus craniifer Burm. (Blattidea). – Opusc. Zool. Budapest, 19–20.

14. Gilby, A. R. (1965): Lipids and their metabolism in insects. – Ann. Rev. Entomol., 10: 141–160.

15. Gyllenberg, G. (1969): The energy flow through a Chorthippus parallelus (Zett.) (Orthoptera) population on a meadow in Tvärminne, Finland. – Acta Zool. Fenn., 123: 3–75.

16. Hill, L. & Goldsworthy, G. J. (1968): Growth, feeding activity, and the utilization of reserves in larve of Locusta. – J. Insect Physiol., 14: 1085–1098.

17. Hill, L. & Goldsworthy, G. J. (1970): The utilization of reserves during starvation of larvae of the migratory locust. – Comp. Biochem. Physiol. 36: 61–70.

18. Janda, V. jr. & Socha, R. (1970): Umsatz und Transport der Nährstoffe bei Dixippus morosus in Zusammenhang mit Wachstum und Metamorphose. – J. Insect. Physiol., 16: 2051–2062.

19. LAFON, M. (1951): Essais sur l'alimentation d'un insecte: Blatta orientalis L. I. Données quantitatives sur la nutrition azotée. – Physiol. Comp. Oecol. den Haag, 2: 224–240.

20. LIPSITZ, E. Y. & MCFARLANE, J. E. (1970): Total lipid and phospholipid during the life cycle of the house cricket, Acheta domesticus (L.). – Comp. Biochem. Physiol., 34: 699–705.

21. LIPSITZ, E. Y., MCFARLANE, J. E. & HENNEBERRY, G. O. (1970): Developmental changes in the fatty acid composition of the larval lipid of the house cricket, Acheta domesticus (L.). – Can. J. Biochem., 48: 264–268.

22. MUNSON, S. C. & GOTTLIEB, M. J. (1953): The differences between male and female American roaches in total lipid content and in susceptibility to DDT. – J. Econ. Ent., 46: 789–802.

23. MARCHA, A. & STEJGWILLO–LAUDANSKA, B. (1970): Metabolism of the sucking insect Cicadella viridis L. (Homoptera, Auchenorrhyncha). – Bull. Acad. Pol. Sci. Ser. Sci. Biol., 18: 197–199.

24. NORRIS, M. J. (1960): Group effects on feeding in adult males locust, Schistocera gregaria (Forsk). – Bull. Ent. Res., 51: 731–753.

25. REICHLE, D. E. (1968): Relation of body size to food intake, oxygen consumption, and trace element metabolism in forest floor arthropods. – Ecology, 49: 538–542.

26. TOBE, S. S. & LOUGHTON, B. G. (1969): An autoradiographic study haemolympf protein uptake by tissues of the fifth instar Locust. – J. Insect Physiol., 15: 1411–1419.

27. VAN HOOK, R. J. jr. (1971): Energy and nutrient dynamics of spider and orthopteran populations in a grassland ecosystem. – Ecol. Monogr., 41: 1–26.

28. WALKER, P. R., HILL, L. & BAILEY, E. (1970): Feeding activity, respiration, and lipid and carbohydrate content of the male desert Locust during adult development. – J. Insect Physiol., 16: 1001–1015.

29. WEIS–FOGH, T. (1952): Fat combustion and metabolic rate of flying locust (Schistocera gregaria Forskal). – Phil. Trans. R. Soc. Lond., 237: 1–36.

30. WESTLAKE, D. F. (1963): Comparisons of plant productivity. – Biol. Rev. Cambridge, 38: 385–425.

31. WIEGERT, R. G. & EVANS, F. C. (1967): Investigations of secondary productivity in grasslands. In: Petrusewicz, K.: Secondary productivity of terrestrial ecosystems. (Principles and methods). – Panstwowe Wydawnictwo Naukowe, Warsawa, Krakow: 499–518.

32. WIGGLESWORTH, V. B. (1965): The principles of insect physiology, 6th. edn. – Methuen and Co. London: 1–741.

33. WYNIGER, R. (1974): Insectenzucht. (Methoden der Zucht und Haltung von Insecten und Milben im Laboratorium.) – Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart: 1–368.

34. ZEUTHEN, E. (1947): Body size and metabolizm. – Comp. Rend. Lab. Carlsberg, Ser. Chím., 26: 17–161.